



PARÁMETROS GENÉTICOS DE LAS GENERACIONES F₁ Y F₂ DEL CRUZAMIENTO *Solanum lycopersicum* L. × *S. habrochaites* LA1223

GENETIC PARAMETERS OF F₁ AND F₂ GENERATIONS FROM CROSSING *Solanum lycopersicum* L. × *S. habrochaites* LA1223

Ivan Maryn Marin-Montes¹, Ricardo Lobato-Ortiz^{2*}, Guillermo Carrillo-Castañeda², Juan Enrique Rodríguez-Pérez¹, J. Jesús García-Zavala², Martha Hernández-Rodríguez² y Angela Manuela Velasco-García²

¹Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia, Chapingo, Estado de México, México. ²Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (rlobato@colpos.mx)

RESUMEN

La investigación sobre el conocimiento de la variabilidad fenotípica de diferentes reservorios genéticos y la estimación de parámetros genéticos son aspectos importantes para el mejoramiento genético del tomate. Así, el objetivo del presente estudio fue evaluar a *Solanum habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner como fuente de variabilidad para ampliar la base genética del tomate cultivado mediante la estimación de parámetros genéticos en una cruce interespecífica con *S. lycopersicum* L. Se evaluaron cuatro genotipos (una línea S₈ derivada del híbrido Loreto, la accesión LA1223 de *S. habrochaites* y las generaciones F₁ y F₂ del cruzamiento de ambos materiales) en un diseño experimental de bloques completos al azar con cinco repeticiones, durante un ciclo de cultivo bajo sistema de producción de hidroponía en invernadero. Se estimaron el tipo de acción génica, heterosis con respecto al progenitor medio, depresión endogámica y heredabilidad en sentido estricto. La mayoría de las variables exhibieron dominancia parcial como tipo de acción génica. El diámetro de tallo, altura de planta, número total de frutos y contenido de azúcares en los frutos mostraron mayor heterosis positiva (27.32, 35.48, 43.10 y 34.76 %, respectivamente), por lo que podrían ser utilizados para ampliar la base genética del tomate; sin embargo, el rendimiento y sus componentes se vieron afectados en gran proporción, pues se redujeron en promedio 20.76 % en sus valores en F₁ y F₂. La heredabilidad promedio en sentido estricto fue baja (0.22) en la F₁, pero en la F₂ ésta se incrementó a 0.30, aunque el número de lóculos por fruto, número de flores por racimo y número total de frutos por planta aumentaron en 0.35, 0.61 y 0.25, respectivamente; ésto sugiere la posibilidad de identificar segregantes transgresivos en generaciones posteriores con arreglos alélicos que pudieran ser empleados para ampliar la base genética del germoplasma élite de tomate.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L., *Solanum habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner, depresión endogámica, heredabilidad en sentido estricto, heterosis, parientes silvestres.

SUMMARY

Research on the knowledge of phenotypic variability of different genetic reservoirs and the estimation of genetic parameters are important aspects for tomato genetic improvement. Thus, this study aimed to evaluate *Solanum habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner as a source of variability to broaden the genetic base of the cultivated tomato by estimating genetic parameters in an interspecific cross with *S. lycopersicum* L. Four genotypes (an S₈ line derived from the Loreto hybrid, the accession LA1223 of *S. habrochaites* and

the F₁ and F₂ generations from the cross of both materials) were evaluated in a randomized complete block design with five replications, during a growing cycle under a greenhouse hydroponics production system. The type of gene action, mid-parent heterosis, inbreeding depression and narrow-sense heritability were estimated. Most of the variables exhibited partial dominance as the type of gene action. Stem diameter, plant height, total number of fruits and the fruit sugar content showed greater positive heterosis (27.32, 35.48, 43.10 and 34.76 %, respectively); therefore, they could be used to broaden the genetic base of tomato; however, yield and its components were affected to a great extent, as they were reduced 20.76 % on average in the F₁ and F₂ generations. Average narrow-sense heritability was low in F₁ (0.22), but in F₂ it increased to 0.30, even though the number of locules per fruit, number of flowers per cluster and total number of fruits per plant increased to 0.35, 0.61 and 0.25, respectively; this suggested the possibility of identifying transgressive segregants in later generations with allelic arrangements that could be used to broaden the genetic base of elite tomato germplasm.

Index words: *Solanum lycopersicum* L., *Solanum habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner, inbreeding depression, narrow-sense heritability, mid-parent heterosis, wild relatives.

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es una especie con reducida diversidad genética (Tamburino *et al.*, 2020); además, la selección y fijación de genotipos específicos propició la erosión genética en variedades e híbridos de esta hortaliza (Gonias *et al.*, 2019); a pesar de esto, las especies silvestres emparentadas con la especie cultivada tuvieron un proceso de evolución independiente del ser humano, lo cual trae como resultado que el germoplasma albergue alelos alternativos que pudieran ser útiles para el mejoramiento genético de los cultivos hortícolas (Razifard *et al.*, 2020).

El mejoramiento genético de los cultivos agrícolas requiere del conocimiento, la conservación y el uso de la variación morfológica y genética distribuida en las diferentes especies cultivadas y emparentadas, siendo

esto uno de los aspectos de mayor importancia para lograr avances positivos (Magallanes-López *et al.*, 2020; Marin-Montes *et al.*, 2019; Mata-Nicolás *et al.*, 2020), debido a que tal variabilidad se conservó en cultivares criollos o silvestres y permitiría ampliar la base genética de los programas de mejoramiento de tomate (Razifard *et al.*, 2020).

En esta hortaliza se han realizado varias evaluaciones de la diversidad genética de diferentes poblaciones nativas y silvestres, en las cuales se identificaron diferentes accesiones que poseen características de interés con un uso potencial como fuente de alelos novedosos para el mejoramiento del cultivo (Flores-Hernández *et al.*, 2018; Magallanes-López *et al.*, 2020; Marin-Montes *et al.*, 2019); sin embargo, el conocimiento de esta variabilidad no es suficiente para hacer uso de estas poblaciones debido a que es necesario identificar los parámetros genéticos que dilucidan el método de mejora más eficiente para cada carácter (Dagade *et al.*, 2015).

Los parámetros genéticos en una población son, entre otros, el tipo de acción génica, la varianza genética y la aptitud combinatoria; una vez estimados, indicarán el método de mejoramiento que debe utilizarse para cada caso en específico (López *et al.*, 2015); en este sentido, Martínez-Vázquez *et al.* (2017) y Hernández-Leal *et al.* (2019) señalaron que al estimar la aptitud combinatoria general y específica, así como la heterosis y heredabilidad es posible identificar progenitores potenciales para un programa de mejoramiento genético de tomate. Por su parte, Dagade *et al.* (2015) determinaron que en germoplasma élite de tomate los caracteres de rendimiento y calidad de fruto están regulados por efectos no aditivos, y sugirieron la hibridación como el mejor método para explotar dichos caracteres; por ejemplo, los componentes de rendimiento en tomate son de heredabilidad baja a intermedia (Parrá-Gómez *et al.*, 2016), mientras que Martínez-Vázquez *et al.* (2017) encontraron que los efectos aditivos tienen un papel importante en los componentes del rendimiento de poblaciones de tomate criollo de México, lo cual indica que se podrían emplear en el mejoramiento genético del cultivo.

Solanum habrochaites S. Knapp & D.M. Spooner es un pariente silvestre del tomate que posee diferentes caracteres de interés que los mejoradores utilizan para generar porta injertos con tolerancia a factores abióticos (Poudyal *et al.*, 2017) y también a plagas y enfermedades (Copati *et al.*, 2019; Sade *et al.*, 2020). Velasco-Alvarado *et al.* (2019) evaluaron *S. habrochaites* de manera *per se* y como progenitor de híbridos e indicaron que es posible utilizar esta especie como portainjerto en producción comercial de tomate, ya que observaron ventajas productivas y de calidad de fruto de los genotipos empleados como vástagos.

Debido a que el tomate cultivado posee una base genética reducida, se requieren variantes alélicas que permitan hacer frente a factores adversos (Gonias *et al.*, 2019; Tamburino *et al.*, 2020), el estudio y aprovechamiento de especies emparentadas en el mejoramiento genético de este cultivo son alternativas que permitirían ampliar la diversidad genética de esta hortaliza. En este sentido, se considera que el uso de *S. habrochaites* como progenitor para la formación de germoplasma élite sería una alternativa para utilizar los alelos favorables que posee; por lo tanto, el objetivo de la presente investigación fue evaluar a *S. habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner como fuente de variabilidad morfológica para ampliar la base genética del tomate mediante la estimación de parámetros genéticos en una cruce interespecífica con *S. lycopersicum* L.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Se evaluaron dos progenitores junto con las generaciones F_1 y F_2 resultantes del cruzamiento entre los mismos. El progenitor femenino (LOR) fue una línea S_8 derivada del híbrido comercial Loreto de Seminis®, con hábito de crecimiento indeterminado y fruto tipo saladette; el progenitor masculino (HAB) fue la accesión LA1223 de *S. habrochaites* originaria del Perú, con hábito de crecimiento indeterminado y fruto tipo cereza, la accesión fue proporcionada por Tomato Genetics Resource Center (TGRC, University of California, Davis, EUA). La generación F_1 fue obtenida al realizar el cruzamiento línea LOR × HAB, realizada en primavera-verano 2016. A partir de esta semilla F_1 se generó la generación F_2 mediante autofecundación en otoño-invierno 2016.

El 23 de abril de 2017 se sembraron los genotipos, en charolas de poliestireno de 200 cavidades, con Peat moss (Kekkilä®, Vantaa, Finlandia) como sustrato. El trasplante se realizó 40 días después de la siembra a bolsa de polietileno color negro (12 L), con arenilla volcánica de 4 mm como sustrato, las cuales se establecieron en un sistema de producción de hidroponía bajo invernadero en el ciclo primavera-verano de 2017.

Diseño y unidad experimental

La evaluación de las cuatro poblaciones se llevó a cabo en un diseño experimental de bloques completos al azar con cinco repeticiones, donde la unidad experimental estuvo integrada por 25 plantas, una planta por bolsa.

Manejo del experimento

La densidad de población fue 2.7 plantas m^{-2} . La nutrición

de las plantas se suministró con la solución nutritiva de Steiner (Steiner, 1984) a pH de 5.0, que se aplicó al 50 % durante los primeros 30 días después del trasplante (ddt), y posteriormente al 100 % de concentración. Las plantas se condujeron a un tallo principal, el cual se despuntó a los 90 ddt. Se aplicaron de manera preventiva Captan® (N-triclorometilto-4-ciclohexeno-1,2-dicarboximida), Cupravit® (Oxicloruro de cobre) y Previcur Energy® (Propamocarb + Fosetil) contra *Phytophthora infestans*, y Confidor® (Imidacloprid) y Ampligo® (50 lambdacialotrina + 100 clorantraniliprole) para el control de mosquita blanca (*Trialeurodes vaporariorum*), siguiendo las especificaciones de los fabricantes.

Variables evaluadas

En todas las plantas de cada unidad experimental se evaluaron los siguientes 14 caracteres agronómicos y morfológicos: días a floración del primer racimo después de trasplante (DFPR), días a maduración del primer racimo después de trasplante (DM), número de flores por racimo (NFL), número de frutos por racimo (NFR), número total de frutos por planta (NTF), número de lóculos del fruto (NL), rendimiento total de fruto (PT, kg/planta), peso promedio de fruto del tercer racimo (PPF, g), diámetro de tallo (DT, mm), diámetro ecuatorial (DE, mm) y diámetro polar de fruto (DP, mm), sólidos solubles totales (B, °Brix), altura del primer racimo (AR, cm) y altura total de planta (AP, cm).

La cuantificación de DP, DE, B y PPF se realizó en cinco frutos del tercer racimo de cada planta por unidad experimental. La medición de AR y AP fue realizada con un flexómetro (Truper®, FH-3M, Taiwan, China). El PT y PPF fueron evaluados con una balanza digital (Ohaus®, SP2001, CDMX, México). Los sólidos solubles se determinaron con un refractómetro digital (Atago®, PAL-1, Tokio, Japón). Los caracteres DT, DP y DE fueron evaluados con un vernier digital milimétrico y estándar (Truper®, CALDI-6MP, Jilotepec, México).

Análisis estadístico

Se realizó análisis de varianza y comparaciones de medias de Tukey ($P \leq 0.05$) mediante el software R. 3.4.1 (R Core Team, 2013) en la interfaz R studio. Para la estimación del grado promedio de dominancia para caracteres cuantitativos se empleó la metodología propuesta por Molina (1992).

La heterosis con respecto al progenitor medio se estimó con la fórmula:

$$H = [(F_1 - PM)/PM] \times 100.$$

donde, H: heterosis (%), F_1 : media fenotípica de la población F_1 , PM: progenitor medio $[(P_i + P_j) / 2]$, P_i y P_j son la media fenotípica del progenitor i y j (Falconer y Mackay, 1996).

La depresión endogámica se estimó con $[(F_1 - F_2) / F_1] \times 100$, expresada en porcentaje y multiplicada por (-1) para indicar una disminución de la magnitud de la variable evaluada.

Para el cálculo de heredabilidad en sentido estricto se empleó la metodología de regresión progenie vs. progenitor medio (Falconer y Mackay, 1996); este análisis se realizó con el paquete estadístico R Studio 3.5, mediante el modelo de regresión lineal simple.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza y comparación de medias

El análisis de varianza detectó efecto significativo ($P \leq 0.05$) de los genotipos evaluados para la mayoría de los caracteres, con excepción de AR. Los resultados indicaron que los genotipos evaluados son una fuente de variabilidad para seleccionar características de interés que podrían ser empleadas para la mejora genética del tomate, lo cual se corroboró mediante el análisis de comparación de medias (Cuadro 1), donde se identificaron los genotipos con mejor expresión en cada variable analizada.

El progenitor LOR fue el genotipo con mayor tamaño de fruto, ya que mostró el mayor diámetro ecuatorial y polar de mismo; por ende, presentaron mayor rendimiento total de fruto; en contraste, el progenitor HAB presentó el menor valor para estas variables. Lo anterior permitió inferir que la accesión HAB no posee arreglos alélicos que permitan incrementar el tamaño y peso del fruto de tomate.

Con respecto a número de frutos por racimo y total de frutos por planta, los genotipos HAB, F_1 y F_2 presentaron un comportamiento estadístico similar, y superaron a LOR. Martínez-Vázquez *et al.* (2017) observaron que LOR tuvo 34 frutos en promedio, mientras que en el presente estudio se observaron 26 frutos. En contraste, Restrepo *et al.* (2018) emplearon una accesión de *S. habrochaites* var. *glabratum* que fue 50 % superior en cantidad de frutos a *S. lycopersicum* L; con esto, se podría sugerir que HAB fue útil para ampliar la base genética de la cantidad de frutos por racimo y por planta; sin embargo, el progenitor silvestre no influyó de manera positiva en el rendimiento y disminuyó el tamaño del fruto, por lo cual sería necesario hacer retrocruzas para recuperar el tamaño de fruto de LOR.

Para NFL, sólo HAB fue estadísticamente superior a

los demás genotipos evaluados (Cuadro 1). En estudios previos, como el de Flores-Hernández *et al.* (2018), HAB presentó en promedio 22 flores por racimo, y en el de Martínez-Vázquez *et al.* (2017) LOR presentó 8 flores por racimo en promedio. Con base en esto, puede afirmarse que el progenitor *S. habrochaites* posee alelos de interés para esta característica, y puede ser usado como donador de este carácter en poblaciones de *S. lycopersicum*, pero será necesario hacer retrocruzas con el progenitor LOR para conservar el tamaño grande de fruto.

Para diámetro de tallo, la generación F_1 fue estadísticamente superior a LOR, HAB y F_2 , mientras que en altura de planta los genotipos HAB, F_1 y F_2 fueron de mayor tamaño que LOR, por lo cual el híbrido exhibió un mayor vigor vegetativo, de tal modo que sería posible utilizar a *S. habrochaites* como progenitor en la formación de portainjertos con uso potencial en la producción agrícola del tomate (Cíntora-Martínez *et al.*, 2021; Poudyal

et al., 2017; Velasco-Alvarado *et al.*, 2019).

En relación a caracteres de precocidad, HAB fue estadísticamente el más tardío tanto para días a floración como maduración del primer racimo; los demás genotipos fueron precoces y similares entre ellos para ambas características, por lo cual se debe tener cuidado al emplear este genotipo como progenitor porque ocasiona que el desarrollo de fruto sea más lento, lo cual no es conveniente para los productores.

En sólidos solubles, los genotipos HAB y F_1 fueron similares entre sí y superiores al resto, lo que indica que HAB podría modificar esta característica en poblaciones de *S. lycopersicum*, debido a que comparado con otro pariente silvestre como *S. pimpinelifolium* L., la generación F_1 no mostró más de 7 °Brix al ser cruzado con *S. lycopersicum* L. (Hernández-Bautista *et al.*, 2014).

Cuadro 1. Comparación de medias y grado promedio de dominancia (GPD) de 14 caracteres en la F_1 y F_2 de la cruce interespecífica de *S. lycopersicum* y *S. habrochaites* LA1223.

Variables	Genotipos				DSH	PM	GPD
	LOR	HAB	F_1	F_2			
PTF (kg)	1.83 a	0.17 c	0.43b	0.27 bc	0.23	1.0	DPH
PPF (g)	71.03 a	2.37 b	6.42 b	6.11 b	8.99	36.7	DPH
NFR	5.48 b	12.60 a	10.68 ab	8.44 ab	5.32	9.04	AD
NTF	26.52 b	69.36 a	68.60 a	50.88 ab	34.86	47.94	DPH
NFL	8.72 b	46.16 a	15.80 b	19.56 b	13.71	27.44	DPL
DE (mm)	54.21 a	17.82 c	24.90 b	23.57 b	2.81	36.02	DPH
DP (mm)	60.40 a	17.00 c	26.74 b	24.10 b	6.76	38.71	DPH
DT (mm)	14.64 b	14.29 b	18.41 a	15.33 b	1.43	14.46	SD
DFPR	33.20 ab	36.52 a	26.44 b	31.00 ab	7.39	34.86	DPL
DM	103.44 b	120.72 a	103.56 b	105.76 b	13.77	112.08	DPL
NL	2.59 a	2.00 b	2.06 b	2.12 b	0.23	2.30	DPH
B (°Brix)	5.16 c	10.69 a	10.68 a	8.32 b	1.72	7.93	DPH
AR (cm)	47.04 a	58.48 a	45.64 a	49.72 a	18.22	52.76	DPL
AP (m)	1.37 b	2.04 a	2.31 a	2.05 a	0.30	1.71	SD

Medias con letras iguales en hileras no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). LOR: línea S_g ; HAB: LA1223. PTF: rendimiento de fruto, PPF: peso promedio de fruto del tercer racimo, NFR: número de frutos por racimo, NTF: número de frutos totales, NFL: número de flores por racimo, DE: diámetro ecuatorial de fruto, DP: diámetro polar de fruto, DT: diámetro de tallo, DFPR: días a floración del primer racimo; DM: días a madurez del primer racimo; NL: número de lóculos de fruto; B: sólidos solubles, AR: altura del primer racimo, AP: altura de planta, DSH: diferencia significativa honesta, PM: progenitor medio. GPD: grado promedio de dominancia, DPH: dominancia parcial de LA1223, AD: aditividad, DPL: dominancia parcial de Loreto, SD: sobredominancia,

Grado promedio de dominancia

En el Cuadro 1 se muestra que las variables relacionadas con rendimiento, PTF, PPF, NTF, DE y DP, y los caracteres NL y B presentaron dominancia parcial de *S. habrochaites* porque la generación F_1 exhibió valores muy próximos a HAB. En este sentido, Chattopadhyay *et al.* (2011) señalaron que estos caracteres presentan efectos de dominancia. Cuando los parientes silvestres muestran dominancia en caracteres de tamaño de fruto, el tamaño se reduce y la cantidad de semilla es menor, esto dificulta su aprovechamiento en el mejoramiento genético (Tanksley, 2004), aunque no lo imposibilita.

Las variables NFL, DFPR, DM y AR presentaron dominancia parcial hacia Loreto (Cuadro 1); ésto se traduciría en que su descendencia exprese los arreglos alélicos de precocidad y tamaño de fruto que posee Loreto. Al respecto, Hernández-Bautista *et al.* (2014) observaron que los caracteres de precocidad y cantidad de flores por racimo son regulados por efectos de dominancia parcial hacia *S. pimpinellifolium* L., mientras que Martínez-Vázquez *et al.* (2017) señalaron que en caracteres de precocidad los efectos de dominancia de poblaciones criollas de *S. lycopersicum* L. tienen mayor relevancia en la regulación de estas características; sin embargo, dicha dominancia suele ser relativa en variables de este tipo porque son muy influenciadas por el ambiente de evaluación.

El número de frutos por racimo fue el único carácter que presentó efecto de aditividad en este estudio (Cuadro 1). De manera similar, Amaefula *et al.* (2014) observaron efectos de aditividad en NFR al emplear *S. pimpinellifolium* L.; sin embargo, Restrepo *et al.* (2018) observaron en una cruce interespecífica de tomate cultivado \times *S. habrochaites* var. *glabratum* que el número de frutos por racimo está regulado principalmente por efectos de sobredominancia, mientras que Marín-Montes *et al.* (2020) reportaron dominancia parcial hacia el progenitor silvestre. Esta diferencia en el tipo de acción génica se debe a que existe un grado de incompatibilidad variable entre los parientes silvestres y el tomate cultivado (Baek *et al.*, 2015), lo cual afecta de manera significativa la cantidad de frutos por racimo.

Sólo DT y AP presentaron acción génica de sobredominancia (Cuadro 1); en el mismo sentido, Marín-Montes *et al.* (2020) en una cruce de *S. habrochaites* y *S. lycopersicum* L. identificaron este tipo de acción génica en DT y AP; sin embargo, López *et al.* (2015) reportaron que en *Solanum lycopersicum* L. la AP está regulada por efectos de dominancia. Esta diferencia deja claro que HAB posee arreglos alélicos de interés que incrementan la magnitud de estos caracteres; por lo cual podrían ser empleados

para modificar el vigor de planta y así generar portainjertos o variedades con mayor vigor vegetativo.

Heterosis y depresión endogámica

La heterosis en las variables evaluadas varió en un intervalo de -82.51 % (PPF) a 43.10 % (NFT). En este intervalo la mayoría de las características mostraron heterosis negativa, y sólo fue posible identificar heterosis positiva (%) en NFT (43.10), AP (35.48), B (34.76), DT (27.32) y NFR (18.14) (Cuadro 2), indicando la existencia de una interacción deseable entre los genes de LOR y HAB, lo que podría explicarse por la divergencia genética entre progenitores.

En la población F_1 se observó una reducción de 24.15 % en DFPR; es decir, los racimos inician floración nueve días antes en comparación con el progenitor medio, y 17.16 días antes que HAB; a pesar de esto, todos los caracteres relacionados con rendimiento de fruto de la F_1 presentaron heterosis negativa, por lo cual no sería posible emplear este progenitor para inducir variabilidad para incrementar rendimiento; en contraste, Amaefula *et al.* (2014) observaron que al cruzar diferentes genotipos de *S. lycopersicum* L. fue posible encontrar variación de la magnitud de heterosis entre 71.91 y 358.36 % para rendimiento de fruto, por lo que se infiere que sería mejor buscar variación en poblaciones nativas de tomate para modificar el tamaño y peso de fruto.

La depresión endogámica afectó a la mayoría de las variables en mayor o menor magnitud (-56.36 a 19.22 %). De acuerdo con Poehlman y Allen (2003), la segregación de una población F_2 a partir de un híbrido provoca una reducción del 50 % en rendimiento y calidad, lo que concuerda con lo observado en la población F_2 , debido a que el PTF se redujo en 56.36 % (Cuadro 2); además, las variables restantes relacionadas con rendimiento presentaron una reducción que varió de 5 a 34.83 %; de manera similar, Hernández-Leal *et al.* (2013) observaron una reducción hasta del 66 % para el peso total de fruto.

La cantidad de frutos por racimo (18.14) y total por planta (43.10) fueron las variables relacionadas con el rendimiento que mostraron heterosis positiva, por esto se infiere que es posible obtener un mejor rendimiento; sin embargo, no sucedió así, el rendimiento de fruto de la F_1 fue menor debido a que HAB posee frutos de tamaño pequeño. Así, Hernández-Bautista *et al.* (2014) obtuvieron una heterosis positiva de 183 % para NTF al usar *S. pimpinellifolium* L., pero el rendimiento se redujo en 65 %. Asimismo, Amaefula *et al.* (2014) determinaron que la heterosis puede variar de -25.45 a 12.94 % para NFR y de -67.99 a -38.19 % en NFT, al utilizar *S. pimpinellifolium* L.

Cuadro 2. Heterosis, depresión endogámica para 14 caracteres evaluados en la F₁ y F₂ de la cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. habrochaites* LA1223.

Genotipos	Variables													
	PTF (kg)	PPF (g)	NFR	NTF	NFL	DE (mm)	DP (mm)	DT (mm)	DFPR	DM	NL	B (°Brix)	AR (cm)	AP (m)
LOR	1.83	71.03	5.48	26.52	8.72	54.21	60.41	14.64	33.20	103.44	2.59	5.16	47.04	1.37
HAB	0.17	2.37	12.60	69.36	46.16	17.82	17.00	14.29	36.52	120.72	2.00	10.69	58.48	2.04
F ₁	0.43	6.42	10.68	68.60	15.80	24.90	26.74	18.41	26.44	103.56	2.06	10.68	45.64	2.31
PM	1.00	36.70	9.04	47.94	27.44	36.01	38.70	14.46	34.86	112.08	2.29	7.93	52.76	1.71
H (%)	-57.00	-82.51	18.14	43.10	-42.42	-30.86	-30.91	27.32	-24.15	-7.60	-10.24	34.76	-13.50	35.48
F ₂	0.28	6.11	8.44	50.88	19.56	23.57	24.10	15.33	31.00	105.76	2.12	8.32	49.72	2.05
DEP	-56.36	-5.07	-26.54	-34.83	19.22	-5.64	-10.95	-20.09	14.71	2.08	2.83	-28.37	8.21	-12.68

LOR: línea S_g, HAB: LA1223, PM: progenitor medio, H: heterosis respecto al PM, DEP: depresión endogámica, PTF: rendimiento de fruto, PPF: peso promedio de fruto del tercer racimo, NFR: número de frutos por racimo, NTF: número de frutos totales, NFL: número de flores por racimo, DE: diámetro ecuatorial de fruto, DP: diámetro polar de fruto, DT: diámetro de tallo, DFPR: días a floración del primer racimo, DM: días a madurez del primer racimo; NL: número de lóculos de fruto; B: sólidos solubles, AR: altura del primer racimo, AP: altura de planta.

como progenitor femenino, y el tamaño de fruto también se verá reducido desde -95.59 a -84.71 %. Esta reducción se generó porque los alelos para tamaño de fruto presentaron efectos de dominancia hacia los progenitores silvestres.

En la producción comercial de tomate es común el uso de portainjertos porque permiten mitigar los efectos negativos de factores bióticos o abióticos en el rendimiento del cultivo, por esto se deben buscar alelos que coadyuven en la generación de estos genotipos. Esto sugiere que la heterosis observada para vigor de planta, evaluado mediante AP (35.48 %) y DT (27.32 %), es de interés y podría ser empleada en programas de mejoramiento genético que tengan como objetivo el desarrollo de porta injertos con características que permitan incrementar la producción de frutos de tomate; por lo anterior, es necesario seleccionar plantas que conserven estas características, debido a que en la generación F₂ se observó que tanto DT como AP redujeron sus valores promedio en 20.09 % y 12.68 % respectivamente.

Los sólidos solubles en la F₁ mostraron un incremento superior a 2 °Brix con respecto al progenitor medio y de 5 °Brix, con respecto a LOR, lo que la convirtió en una de las características con mayor heterosis positiva (34.76 %) dentro de las variables evaluadas. En este sentido, Hernández-Bautista *et al.* (2014) evaluaron la cantidad de sólidos solubles en una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L. y reportaron una heterosis negativa (-0.98 %). Estos valores ayudan a inferir que HAB sería una alternativa para ampliar la base genética de esta característica de manera favorable; sin

embargo, en la población F₂ el vigor híbrido se redujo para este carácter en 28.37 % (Cuadro 2), debido probablemente a la eliminación del estado heterocigótico (Poehlman y Allen, 2003), lo que hace indispensable generar estrategias para el aprovechamiento de estos alelos que permiten incrementar el contenido de sólidos solubles, para que la calidad del fruto sea mayor en pro del consumidor.

Heredabilidad en sentido estricto

La heredabilidad en sentido restringido para la generación F₁ fue 0.22 en promedio (Cuadro 2), donde la menor heredabilidad fue de 0.01 (NFT) y la mayor fue de 0.84 (AP), lo cual sugirió que la mayoría de los caracteres son de heredabilidad baja y que el mejor método de mejoramiento es hibridación para aprovechar los efectos no aditivos de los alelos favorables (Dagade *et al.*, 2015; Molina, 1992). En la generación F₂ se observó un incremento en la heredabilidad (0.30), debido a que en algunas variables se observó un aumento en sus valores; este resultado indica que sería posible hacer derivación de líneas que posean los alelos favorables para cada característica de interés. Al respecto, Parra-Gómez *et al.* (2016) identificaron líneas S₃ con arreglos alélicos con uso potencial en el mejoramiento genético a partir de una hibridación de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L.

La heredabilidad alta en la F₁ fue para los caracteres B y AP, y en la generación F₂ las variables NFL, DFPR, NL y AP también mostraron heredabilidad alta, lo que indicó que los efectos aditivos son los de mayor efecto sobre

la regulación de estas características; por lo tanto, sería posible identificar segregantes precoces en generaciones subsecuentes. El-Gabry *et al.* (2014) reportaron h^2 de B (33.46 %), NFL (37.33 %) y NL (65.83 %), y valor bajo para AP (15.42 %); en contraste, Dagade *et al.* (2015) mostraron que la heredabilidad para sólidos solubles pasó del 20 a sólo 12 % en la generación F_2 .

Las variables NFT, DE, DT y DM presentaron heredabilidad intermedia. Amaefula *et al.* (2014) reportaron valores similares para las variables mencionadas; así, este resultado ayuda a sugerir que existe la posibilidad de identificar segregantes transgresivos dentro de la población F_2 ; por ejemplo, en el caso de DT sería factible obtener líneas endogámicas con arreglos alélicos que permitan hacer uso de éstas como porta injertos (Cintora-Martínez *et al.*, 2021) a un bajo costo de producción de semilla ya que su heredabilidad permitiría que conserve sus características en generaciones subsecuentes.

CONCLUSIONES

Solanum habrochaites Knapp & D.M. Spooner es un pariente silvestre con potencial para ampliar la base genética de poblaciones élite de mejoramiento genético en tomate, debido a que cuenta con caracteres contrastantes a *S. lycopersicum* L., los cuales podrían ser aprovechados mediante hibridación y posterior selección de segregantes transgresivos que conserven estas características, debido a que la heredabilidad incrementa en generaciones F_2 . Los caracteres relacionados con vigor de planta, como diámetro de tallo, altura de planta además del contenido de azúcares en frutos, fueron los de mayor heterosis positiva que podrían ser explotados a partir de LA1223; sin embargo, es necesario establecer una metodología eficiente para aprovechar sus alelos y evitar efectos adversos en rendimiento de fruto.

BIBLIOGRAFÍA

- Amaefula C., C. U. Agbo and G. E. Nwofia (2014) Hybrid vigor and genetic control of some quantitative traits of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Open Journal of Genetics* 4:30-39, <https://doi.org/10.4236/ojgen.2014.41005>
- Baek Y. S., P. A. Covey, J. J. Petersen, R. T. Chetelat, B. McClure and P. A. Bedinger (2015) Testing the SI × SC rule: pollen–pistil interactions in interspecific crosses between members of the tomato clade (*Solanum* section *Lycopersicon*, Solanaceae). *American Journal of Botany* 102:302-311, <https://doi.org/10.3732/ajb.1400484>
- Chattopadhyay A., S. Dutta, P. Dutta and P. Hazra (2011) Studies on heterobeltiosis, combining ability and gene action in tomato (*Solanum lycopersicum*). *International Journal of Plant Breeding* 5:88-93.
- Cintora-Martínez E. A., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, M. Hernández-Rodríguez, E. Rodríguez-Guzmán y S. Cruz-Izquierdo (2021) Generaciones avanzadas de una cruce de *Solanum lycopersicum* × *S. habrochaites* como portainjertos de tomate. *Revista Fitotecnia Mexicana* 44:15-24.
- Copati M. G. F., F. M. Alves, F. D. Dariva, H. P. Pessoa, F. O. Dias, P. C. S. Carneiro, ..., and C. Nick (2019) Resistance of the wild tomato *Solanum habrochaites* to *Phytophthora infestans* is governed by a major gene and polygenes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91:e20190149, <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190149>
- Dagade S. B., L. K. Dhaduk, D. R. Mehata and A. V. Barad (2015) Genetic architecture of some yield and biochemical traits of tomato *Solanum lycopersicum* L. *Electronic Journal of Plant Breeding* 6:787-791.
- El-Gabry M. A. H., T. I. H. Solieman and A. I. A. Abido (2014) Combining ability and heritability of some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 167:153-157, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.010>
- Falconer D. S. and T. F. C. Mackay (1996) Introduction to Quantitative Genetics. Longman Group Ltd. Harlow, England. 464 p.
- Flores-Hernández L. A., R. Lobato-Ortiz, D. M. Sangerman-Jarquín, J. J. García-Zavala, J. D. Molina-Galán, M. J. Velasco-Alvarado e I. M. Marin-Montes (2018) Diversidad genética dentro de especies silvestres de *Solanum*. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24:85-96, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2017.08.030>
- Gonias E. D., L. Ganopoulos, L. Mellidou, A. C. Bibi, A. Kalivas, P. V. Mylonas, ... and A. G. Doulis (2019) Exploring genetic diversity of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) germplasm of genebank collection employing SSR and SCAR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 66:1295-1309, <https://doi.org/10.1007/s10722-019-00786-6>
- Hernández-Bautista A., R. Lobato-Ortiz, S. Cruz-Izquierdo, J. J. García-Zavala y J. L. Chávez-Servia (2014) Variación fenotípica, heterosis y heredabilidad de una cruce interespecífica de tomate. *Interciencia* 39:327-332.
- Hernández-Leal E., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, D. Reyes-López, A. Méndez-López, O. Bonilla-Barrientos y A. Hernández-Bautista (2013) Comportamiento agronómico de poblaciones F_2 de híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:209-215, <https://doi.org/10.35196/rfm.2013.3.209>
- Hernández-Leal E., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, A. Hernández-Bautista, D. Reyes-López and O. Bonilla-Barrientos (2019) Stability and breeding potential of tomato hybrids. *Chilean Journal of Agricultural Research* 79:181-189, <https://doi.org/10.4067/S0718-58392019000200181>
- López E., J. Gabriel, A. Angulo, J. Magne, J. La Torre y M. Crespo (2015) Herencia y relación genética asociados al rendimiento, madurez en híbridos de tomate [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)]. *Agronomía Costarricense* 39:107-119, <https://doi.org/10.15517/RAC.V39I1.19549>
- Magallanes-López A. M., M. T. Martínez-Damián, J. Sahagún-Castellanos, L. J. Pérez-Flores, I. M. Marin-Montes y J. E. Rodríguez-Pérez (2020) Calidad poscosecha de 40 poblaciones de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) nativas de México. *Agrociencia* 54:779-795, <https://doi.org/10.47163/agrociencia.v54i6.2184>
- Marin-Montes I. M., R. Lobato-Ortiz, G. Carrillo-Castañeda, J. E. Rodríguez-Pérez, J. J. García-Zavala y A. M. Velasco-García (2019) Riqueza alélica de poblaciones nativas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) para el mejoramiento genético. *Agrociencia* 53:355-370.
- Marin-Montes I. M., R. Lobato-Ortiz, G. Carrillo-Castañeda, J. E. Rodríguez-Pérez, J. J. García-Zavala, M. Hernández-Rodríguez and A. M. Velasco-García (2020) Genetic parameters of an interspecific cross between *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 26:111-123, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2020.01.003>
- Martínez-Vázquez E. A., A. Hernández-Bautista, R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala and D. Reyes-López (2017) Exploring the breeding potential of Mexican tomato landraces. *Scientia Horticulturae* 220:317-325, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.03.031>
- Mata-Nicolás E., J. Montero-Pau, E. Gimeno-Paez, V. García-Carpintero, P. Ziarso, N. Menda, ... and M. J. Diez (2020) Exploiting the diversity of tomato: the development of a phenotypically and genetically detailed germplasm collection. *Horticulture Research* 7:66, <https://doi.org/10.1038/s41438-020-0291-7>
- Molina G. J. D. (1992) Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT

- Editor. México, D. F. 349 p.
- Parra-Gómez M. A., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, D. Reyes-López y M. J. Velasco-Alvarado (2016) Evaluación de líneas de una cruce interespecífica de tomate. *Revista Fitotecnia Mexicana* 39:59-65.
- Poehlman J. M. y D. S. Allen (2003) Mejoramiento Genético de las Cosechas. Segunda edición. Limusa Wiley. México, D. F. 200 p.
- Poudyal D., M. Akash, L. Khatri, S. D. Singh and R. Uptmoor (2017) *Solanum habrochaites* introgression line grafted as rootstock in cultivated tomato maintains growth and improves yield under cold and drought stresses. *Journal of Crop Improvement* 31:589-607, <https://doi.org/10.1080/15427528.2017.1319887>
- R Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2673 p.
- Razifard H., A. Ramos, A. L. Della Valle, C. Bodary, E. Goetz, E. J. Manser, ... and A. L. Caicedo (2020) Genomic evidence for complex domestication history of the cultivated tomato in Latin America. *Molecular Biology and Evolution* 37:1118-1132, <https://doi.org/10.1093/molbev/msz297>
- Restrepo S. E. F., F. A. Vallejo C. y M. Lobo A. (2018) Evaluación de poblaciones segregantes producidas a partir de cruzamientos entre tomate cultivado y la accesión silvestre PI134418 de *Solanum habrochaites* var. *glabratum* resistente al pasador del fruto. *Acta Agronómica* 57:1-8.
- Sade D., N. Sade, Y. Brotman and H. Czosnek (2020) Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)-resistant tomatoes share molecular mechanisms sustaining resistance with their wild progenitor *Solanum habrochaites* but not with TYLCV-susceptible tomatoes. *Plant Science* 295:110439, <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110439>
- Steiner A. A. (1984) The universal nutrient solution. In: Proceedings of 6th International Congress on Soilless Culture. Lunteren, The Netherlands. pp:633-649.
- Tamburino R., L. Sannino, D. Cafasso, C. Cantarella, L. Orrù, T. Cardi, ... and N. Scotti (2020) Cultivated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) suffered a severe cytoplasmic bottleneck during domestication: implications from chloroplast genomes. *Plants* 9:1443, <https://doi.org/10.3390/plants9111443>
- Tanksley S. D. (2004) The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. *The Plant Cell* 16:S181-S189, <https://doi.org/10.1105/tpc.018119>
- Velasco-Alvarado M. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, R. Castro-Brindis, S. Cruz-Izquierdo y T. Corona-Torres (2019) Injertos interespecíficos entre *Solanum lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner como alternativa para incrementar el rendimiento de fruto. *Agrociencia* 53:1029-1042.